©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Wurzelanatomie unserer Alpenpflanzen

III. Gentianaceae

Von Maria Luhan

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien

Mit 4 Textabbildungen und 1 Tafel

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. März 1954)

Wurzel und Rhizom gewisser Enzian-Arten haben durch ihre Verwendung als Volksheilmittel schon frühzeitig das Interesse vieler Forscher auf sich gelenkt. So wurden zunächst die großwüchsigen Formen *Gentiana lutea, G. pannonica, G. punctata* und *G. purpurea* eingehender untersucht und auch einer chemischen Analyse unterzogen. Diese ergab, daß der bittere Geschmack der Enzianwurzel und ihre therapeutische Wirkung vor allem auf das Vorhandensein dreier Glykoside (Gentiopikrin, Gentiamarin und Gentiin) zurückzuführen ist. Ferner enthält die Wurzel einen gewissen Reichtum an Zuckern und einen Farbstoff, das Gentisin, auf welchem die gelbe Farbe der Wurzel beruht. Bei der Fermentation entsteht ein ätherisches Öl, das wohl den wirksamen Stoff im „Enzianbitter" ausmacht (vgl. u. a. Tschirch 1917, Brack 1933 und die dort zitierte Literatur).

Weitere Untersuchungen (Meyer 1883, Tschirch und Oesterle 1900, Osterwalder 1920) befassen sich mit dem anatomischen Bau der Wurzel und des Rhizoms, doch dienen auch diese in erster Linie pharmazeutischen Zwecken. Grundlegend erweitert jedoch wurden unsere Kenntnisse von der Blatt-, Achsen- und Wurzelstruktur der Gentianaceen durch die ausführliche Arbeit von Perrot (1898), auf welche auch Solereder (1908), v. Guttenberg (1940, 1943) und Metcalfe und Chalk (1950) in ihren zusammenfassenden Werken zurückgreifen.

Wenn sich folgende Mitteilung trotzdem wieder mit Gentianaceenwurzeln beschäftigt, so ist doch das Ziel hier ein anderes; es werden alpine Formen untersucht, um an ihnen eventuell auftretende ökologisch bedingte Besonderheiten in ihrem Bau aufzuzeigen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Das Untersuchungsmaterial stammt ebenso wie das der beiden ersten Mitteilungen (Luhan 1951, 1952) vom Arlberg und aus der Ankogel-, Sonnblick- und Venedigergruppe der Hohen Tauern (l. c. 1952, S. 201); hinzukommen noch Pflanzen, welche im Verlauf der Alpenexkursion des Pflanzenphysiologischen Institutes im Sommer 1953 im Großglocknergebiet gesammelt wurden.

* *
*

Die Vertreter der alpinen Gentianaceen sind entweder ein- oder zweijährige oder mittels eines meist dicken Rhizoms ausdauernde Pflanzen. Die Gattung *Gentiana* wird in zwei Untergattungen mit ihren Sektionen geteilt (Engler und Prantl 1897). Die untersuchten Arten gehören folgenden Sektionen an:

Untergattung **Eugentiana:**

Sekt. Coelanthe Griseb.
Gentiana punctata L.
Gentiana purpurea L.
Gentiana pannonica Scop.
Gentiana lutea L.

Sekt. Pneumonanthe Neck.
Gentiana Saponaria L.

Sekt. Frigida Kusnez.
Gentiana frigida Haenke

Sekt. Aptera Kusnez.
Gentiana dahurica Fisch.
Gentiana straminea Maxim.
Gentiana Fetisowi Rgl. et Winkler

Sekt. Thylacites Ren.
Gentiana Clusii Perr. et Song.
Gentiana Kochiana Perr. et Song.
Gentiana angustifolia Vill.

Sekt. Cyclostigma Griseb.
Gentiana verna L.
Gentiana Bavarica L.
Gentiana brachyphylla Vill.
Gentiana nivalis L.

Erklärung zu nebenstehender Tafel.

Fig. 1. *Gentiana punctata.* Querschnitt durch eine Wurzel von 0,34 mm Dicke. Auffallend die starke Verdickung der rhizodermalen Außenwand.

Fig. 2. *Gentiana Clusii.* Querschnitt durch eine Wurzel von 0,58 mm Dicke

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

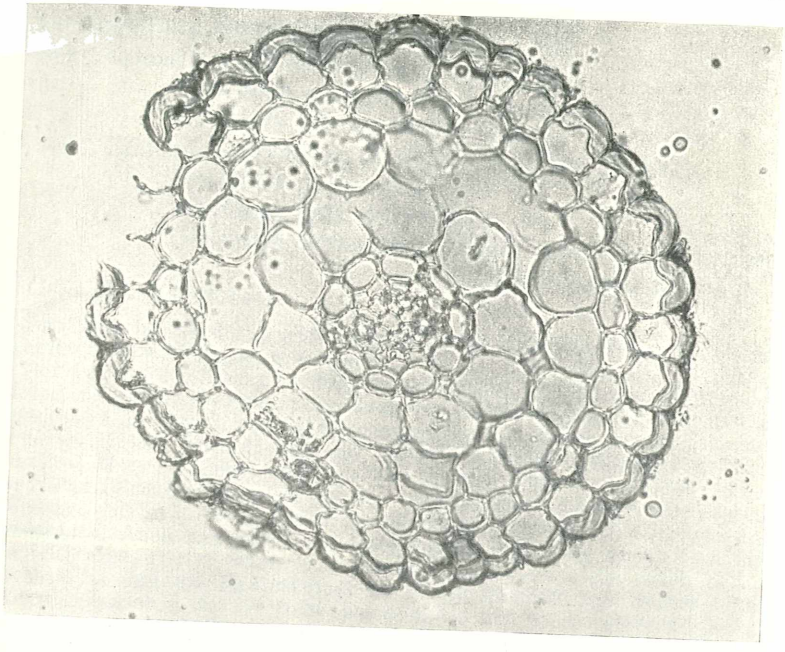

Fig. 1.

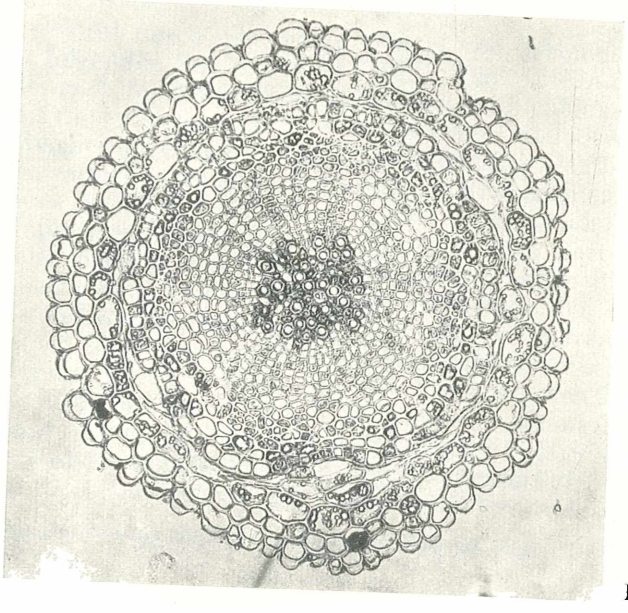

Fig. 2.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Untergattung **Gentianella:**

Sekt. Comastoma Wettst.

Gentiana nana Wulf.
Gentiana tenella Rottb.

Sekt. Endotricha Froelich (= Sekt. Amarella Griseb.)

Gentiana campestris L.
Gentiana anisodonta Borb.
Gentiana Germanica Willd. non Froel., subsp. *rhaetica* (Kern.) Br.-Bl.

Gentiana punctata L.

Das Material wurde im Juli 1953 auf einer steinigen Wiese im oberen Teischnitztal (etwa 2300 m) gesammelt.

Der „getüpfelte Enzian" kommt auf steinigen Weiden und Matten, auf Karfluren und Schutthalden, aber auch im Rhododendrongebüsch und in Nadelwäldern der Alpen vor. Er ist ausdauernd und durch den Besitz einer dicken, walzlichen Grundachse mit langen kräftigen Wurzeln gekennzeichnet. — Meyer (1883) und Tschirch und Oesterle (1900) haben an *Gentiana lutea* die Entwicklung der unterirdischen Organe beschrieben; das Gesagte gilt in gleicher Weise für *Gentiana punctata, G. purpurea* und *G. pannonica.* Auch hier stirbt die Hauptwurzel frühzeitig ab und an ihre Stelle tritt eine in der Nähe entstandene Nebenwurzel, die rasch herangewachsen ist und die Hauptwurzel an Dicke überholt hat. Später bildet die Achse höher oben weitere Nebenwurzeln, die sich wieder stark verdicken und nun das frühere Rhizom mit den alten Wurzeln als Anhängsel erscheinen oder absterben lassen. Daher haben alte Pflanzen oft nur ein kurzes Rhizom und eine kräftige Wurzel.

Ein Querschnitt durch eine junge Wurzel von 0,34 mm Durchmesser läßt folgenden Bau erkennen (Taf. 1, Fig. 1)[1]: Ein diarches Gefäßbündel und die unverdickten Zellen des Perikambiums setzen den Zentralzylinder zusammen. Er wird von einer Endodermis umgeben, an welcher die Casparyschen Streifen deutlich sichtbar sind. Zwei Reihen radialkonzentrisch angeordneter Rindenzellen folgen, deren Inneres reichlich Pilzhyphen enthält (vgl. Stahl 1900); im photographierten Schnitt sind allerdings nur mehr Reste davon in einer Zelle sichtbar. Die ringsum verkorkten Zellen der Exodermis schließen ohne Interzellularen an; sie sind an den äußeren Tangential- und Radialwänden etwas verdickt. Die stärkste Verdickung jedoch zeigen die braungelben, tangentialen Außenwände der Rhizodermis, die eine Dicke von 10—12 μ erreichen können. An ihnen ist nach Meyer (1883, S. 561) nur eine dünne Lamelle kutikularisiert, das übrige löst sich in der Jugend in H_2SO_4 auf.

Später wird die primäre Rinde bis zur Endodermis abgestoßen, da sie dem Dickenwachstum des Zentralzylinders nicht folgen

[1] Für die Herstellung der beiden Photos danke ich Herrn Dr. W. Url herzlich.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kann. Wohl kann dies zunächst noch die Endodermis, deren ursprüngliche, mit einer Korklamelle umgebenen Zellen sich tangential strecken und durch zahlreiche radiale Längswände teilen. Mylius (1913) nannte diese Wände, die den Charakter von Tertiärlamellen haben, keinen Casparyschen Streifen besitzen und nie verkorken, tertiäre Stützwände. — So zeigt ein späteres Entwicklungsstadium der Wurzel (D = 0,54 mm) die Endodermis als begrenzende Schicht; ihre Zellen sind außen etwas stärker verdickt, von einer Suberinlamelle umgeben und mit 4—7 radialen Längs- und auch Querwänden versehen (vgl. Meyer 1883, Fig. 20). Manche Perikambiumzellen haben in diesem Stadium schon 1—2 tangentiale Wände angelegt; es ist dies der Beginn einer Korkbildung. Die sekundäre Rinde ist an ihren äußeren Zellen mehr, an den inneren weniger kollenchymatisch verdickt und enthält deutliche Gruppen von Siebzellen. Einige meristematische Zellreihen trennen den Bastteil vom annähernd kreisrunden Holzteil, der aus dünnwandigen Parenchymzellen und nur wenigen Gefäßen besteht.

An der Basis hat diese Wurzel einen Durchmesser von 5 mm. Der Holzteil ist vorwiegend parenchymatisch, die wenigen Gefäße sind — einzeln oder zu wenigliedrigen Gruppen vereinigt — in fünf radialen Reihen angeordnet. Manche Holzparenchymzellen enthalten Gruppen kleiner Zellen; sie wurden schon von Meyer (1883), Jost (1890), Scott und Brebner (1891), Perrot (1898) und Tschirch und Oesterle (1900) bei einigen Gentianaceen gesehen, als Siebröhren erkannt und als inneres Leptom oder interxyläres Phloem bezeichnet. Weiss (1880, S. 89) hielt diese „konzentrisch angeordneten Gewebebildungen im Xylem der fleischig verdickten Wurzeln“ von *Gentiana lutea* für sekundäre Phloem- und Gefäßbündel, nicht für primär angelegte Siebstränge. Sie haben dasselbe Aussehen wie die Siebröhrengruppen der Bastregion und differenzieren sich auf Kosten einiger Parenchymzellen. Den Holzteil umgeben Kambiumzellreihen und eine breite sekundäre Rinde. Diese wird innen von interzellularenfreien Parenchymzellen gebildet, die sich nach außen abrunden, voneinander lösen und manchmal in ihrem Inneren Siebgruppen zeigen. Dann folgen Zellreihen, die die primären Siebbündel enthalten, und ganz außen einige längsgestreckte kollenchymatische Zellen. Abschließend ein Korkmantel, aus dem Kambium hervorgegangen; er besteht aus 4—5 unregelmäßigen, bräunlichen Zellreihen.

Gentiana purpurea L.

Verschiedene Exemplare wurden im August 1949 auf Wiesen oberhalb von Zürs in etwa 2000 m Höhe gesammelt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der „purpurrote Enzian" wächst auf Wiesen, Weiden und Karfluren, zuweilen auch im Gebüsch oder in lichten Nadelwäldern der Alpen.

Rhizom und Wurzel dieser Art zeigen nicht nur in morphologischer, sondern auch in anatomischer Hinsicht weitgehende Ähnlichkeit mit *Gentiana punctata,* besonders was den Bau der primären Wurzel betrifft. Kleine Abweichungen finden sich an der sekundär veränderten Wurzel: Bei einem Durchmesser von 1,44 mm waren hier mehr und größerlumige Gefäße vorhanden, eine schmälere sekundäre Rinde ohne deutliche radialkonzentrische Anordnung des Parenchyms und ein besser ausgebildeter, regelmäßiger, 6—7 Reihen breiter Kork.

Perrot (1898) beschreibt für einige *Gentiana*-Arten, u. a. auch für *Gentiana purpurea,* eine interessante Bildung, die meine Exemplare nicht zeigten: einige Gefäße werden bald nach ihrer Neubildung durch das Kambium infolge Harzproduktion verschlossen, um sie herum bildet sich ein Meristem, welches ein neues tertiäres Gewebe hervorbringt. Die Wände dieses Gewebes verkorken dann und trennen so die unnütz gewordenen Gefäße vom umliegenden Gewebe.

Gentiana pannonica Scop.

Hier stand mir nur eine junge Pflanze aus dem Alpengarten Belvedere zur Verfügung; die Wurzel hatte eine Länge von nur 6,5 cm.

Der „ungarische Enzian" ist stellenweise verbreitet auf Wiesen, in Karfluren, im Geröll, im Krummholz, selten auch auf Torfmooren der Alpen. Er ist ausdauernd, besitzt einen dick-walzlichen, schiefen Wurzelstock und kräftige Wurzeln.

Ein Schnitt an der Wurzelbasis (D = 0,5 mm) hat die 28 Gefäße zu einer, nur wenig von Parenchymzellen unterbrochenen Gruppe im Zentrum vereinigt; sie werden von dünnwandigen Kambiumzellen umgeben. Im Bastteil kann man 6 kleine Gruppen von Siebröhren unterscheiden und nach außen zu 1—2 kollenchymatisch verdickte Zellreihen. Die Endodermiszellen sind tangential gestreckt und mit 6—9 tertiären Stützwänden versehen. Eine Reihe großlumiger, vielfach schon zerdrückter Rindenzellen trennt sie von der Exodermis, deren Zellen verdickte Außenwände und vereinzelt eine Querwand besitzen. Auch die Rhizodermis ist noch vollständig erhalten, ihre Wände zeigen grüngelbe Färbung und — im Gegensatz zur primären *Gentiana-punctata*-Wurzel — nur schwache Verdickungen ihrer äußeren Tangentialwände.

Gentiana lutea L.

Auch von dieser Art hatte ich nur junge Exemplare aus dem Alpengarten Belvedere zur Verfügung.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der „gelbe Enzian" bewohnt Weiden, ungedüngte Mähwiesen, er kommt in der Karflur, in Gebüschen, auf Schutthalden, an Felsen, in Auen und Flachmooren vor. Das senkrecht stehende Rhizom und die anschließende Wurzel können oft armdick werden und in gutem Boden ein Alter von 40 bis 60 Jahren erreichen.

Die Wurzel von *Gentiana lutea* ist von allen Gentianaceen wohl am häufigsten untersucht worden (Meyer 1883, Perrot 1898, Tschirch und Oesterle 1900, Osterwalder 1920, van Wisselingh 1926, S. 42). Ganz kurz daher nur den Bau dieser jungen Wurzel: An der Basis beträgt ihr Durchmesser 2,25 mm. Die wenigen Gefäße sind in vier radialen Strahlen angeordnet, der übrige Holzkörper besteht aus den etwas verdickten Parenchymzellen und verstreuten Weichbastgruppen. An das Kambium schließt der ziemlich breite sekundäre Rindenteil mit nach außen zu lockeren, wenig verdickten Parenchymzellen und zahlreichen kleinen Gruppen von Siebröhren. 3—5 Korkreihen schließen die Wurzel ab.

Gentiana Saponaria L.

Das untersuchte Material war im Versuchsgarten des Pflanzenphysiologischen Instituts im Augarten aus Samen gezogen worden.

Eine Wurzel mit einem basalen Durchmesser von 1,6 mm wird von einer vielfach durch radiale Längs- und Querwände geteilten Endodermis umgeben. Ihre Wände sind kaum verdickt. Im sekundären Rindenteil sind nur die äußersten Zellreihen dickwandig und ohne Interzellularen, nach innen zu sind Hohlräume ausgebildet und Gruppen verdickter Zellen, die meist einige Siebröhren umschließen, wechseln mit dünnwandigen, parenchymatischen Zellen ab. Eine mehrschichtige kambiale Zone leitet über zum Holzteil, in welchem die Gefäße in einem zentralen Strang von geringer Dicke (D = 0,17 mm) nahe beieinander liegen. In den wenigen Holzparenchymzellen fanden sich keine Siebgruppen, welche Perrot (1898) allerdings für Vertreter dieser Sektion angibt.

Junge Wurzeln von 0,28 mm Durchmesser haben ein diarches Gefäßbündel, eine aus 13 Zellen gebildete Endodermis und 3 dünnwandige Rindenparenchymzellreihen. Die Exodermis setzt sich aus einfachen, noch ungeteilten, wenig verdickten Zellen zusammen; am Längsschnitt sieht man, wie auch bei den vorgenannten Arten, vereinzelte Kurzzellen. Die Rhizodermiswände sind außen gelblich gefärbt, jedoch nicht merklich verdickt. An älteren Wurzeln sieht man wohl stärker verdickte rhizodermale Außenwände, doch reichen diese Verdickungen nicht annähernd an diejenigen von *Gentiana punctata* heran.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gentiana frigida Haenke

Das Material stammt aus dem Alpengarten Belvedere.

Eine Beiwurzel des waagrechten Rhizoms hat an der Basis eine Dicke von 0,8 mm; sie wird begrenzt von der Endodermis, deren Zellen verkorkt, grünlichgelb gefärbt und durch tertiäre Stützwände geteilt sind. Die sekundäre Rinde ist verhältnismäßig breit, dann folgen einige Kambiumreihen und im Zentrum der Holzteil (D = 0,18 mm) mit zahlreichen Gefäßen und nur wenigen Parenchymzellen. Interxyläres Phloem ist nicht vorhanden.

Jüngere Wurzeln von 0,15 mm Durchmesser haben noch alle Zellwände unverdickt, so auch die Außenwand der Rhizodermis.

Die drei folgenden, im Augarten aus Samen gezogenen Vertreter der Sektion Aptera: *Gentiana dahurica* Fisch., *Gentiana straminea* Maxim. und *Gentiana Fetisowi* Rgl. et Winkler seien wegen ihrer großen Übereinstimmung im Bau der Wurzel gemeinsam behandelt. Sie wurden in verschiedenen Abständen von der Spitze bis zur Basis quer- und auch längsgeschnitten. In Basisnähe sind von der primären Rinde nur mehr die Endodermiszellen erhalten, deren ringsum verkorkte Zellen durch Quer- und radiale Längswände geteilt sind. Der Perizykel und die äußeren Reihen der sekundären Rinde sind vielfach kollenchymatisch verdickt, die Siebgruppen darin kann man deutlich erkennen. Nach innen zu sind die Zellen radialkonzentrisch angeordnet. Das Kambium ist nicht immer deutlich sichtbar. Die Gefäße schließen sich, von wenigen Parenchymzellen getrennt, im Zentrum zu einem kompakteren Strang zusammen, in welchem besonders die inneren Gefäße einen auffallend welligen Verlauf nehmen. Nirgends findet sich interxyläres Phloem.

An jüngeren Wurzeln, deren primäre Rinde noch vollständig oder doch zum Großteil erhalten ist, sind die rhizodermalen Außenwände bräunlichgelb gefärbt, aber nicht auffallend verdickt. Ebenso zeigt die Exodermis — mit Ausnahme der stärker verdickten Exodermis von *Gentiana straminea* — nur mäßige Membranverdickung. Kurzzellen sind vorhanden. Die Rindenzellreihen können zum Teil zerstört sein, meist sind sie aber noch in Ein- oder Zweizahl erhalten. Die Endodermis zeigt überall tangential gestreckte und durch Stützwände geteilte Zellen. Das diarche Gefäßbündel jüngster Wurzeln besteht aus 2 Gefäßen und wenigen Siebzellen.

Gentiana Clusii Perr. et Song.

Das Material wurde im August 1948 a) auf feuchtem Boden unterhalb der Schindlerspitze (etwa 2100 m Höhe) und b) am Schindlergipfel (2630 m Höhe) gesammelt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der „Clusius Enzian" ist ein häufiger Bestandteil der Heiden, Mähwiesen und Weiden, fehlt aber auch auf Fels nicht. Er besitzt einen walzlichen, schief abgebissenen Wurzelstock.

a) Einen Querschnitt durch die Hauptwurzel einer jungen, wohl noch einjährigen Pflanze gibt Taf. 1, Fig. 2, wieder. Der Durchmesser beträgt 0,58 mm. Den zentralen Holzteil umgibt der vom Kambium in radialen Reihen gebildete sekundäre Bast mit den deutlich erkennbaren Siebgruppen, anschließend der primäre Bast und das Perikambium, mit stärker verdickten Zellwänden und unregelmäßiger Anordnung der Zellen. Die Wände der Endodermis sind ebenso verdickt, ferner verkorkt und mit einigen — bis 7 — tertiären Stützwänden versehen. Von den primären Rindenparenchymreihen ist durchschnittlich nur eine ganz erhalten, die übrigen sind zum Großteil zerstört. Die Exodermis ist besonders an den Außenwänden verdickt und selten durch eine Wand geteilt. Ungewöhnlich starke, gelblich gefärbte Verdickungen zeigen wieder die Außenwände der Rhizodermis; sie haben eine Dicke von durchschnittlich 11 μ.

Auch ältere Beiwurzeln haben die primäre Rinde vielfach noch erhalten, der Zentralzylinder hat an Größe gegenüber der Rinde stark zugenommen, und die Endodermis besteht aus mehr Zellen, die auch durch eine größere Zahl radialer Längswände geteilt sind.

Die Exemplare vom Standort b) waren in ihrem Bau von obigen Pflanzen kaum zu unterscheiden, obwohl der Wuchsort um einige 100 m höher gelegen und ausgesetzter war: An einer Wurzel von 1 mm Dicke zeigen sich wieder die mächtigen, gelblichen Verdickungen der rhizodermalen Außenwände, anschließend die Zellen der Exodermis und 1—2 Reihen zum Teil schon zerstörter Rindenzellen. Die Endodermis ist verdickt, verkorkt und durch zahlreiche Stützwände geteilt. Sie umgibt einen Zentralzylinder von 0,7 mm Dicke; dieser gliedert sich in eine stark kollenchymatisch verdickte sekundäre Außenrinde, eine radikalkonzentrische Innenrinde und in einen Holzteil (D = 0,2 mm), der nur durch wenige Parenchymzellen aufgelockert ist.

Gentiana Kochiana Perr. et Song.

Das untersuchte Material wurde im Juli 1953 auf einem trockenen Grashang des Höhenweges zur Muntanitzhütte gesammelt.

„Kochs Enzian" ist eine gesellschaftsvage Heide- und Rasenpflanze. Er hat einen walzlichen, schiefen Wurzelstock.

An einer Beiwurzel von 0,9 mm Dicke ist die primäre Rinde noch erhalten. Die Zellen der Rhizodermis haben braungelb gefärbte und besonders außen stark verdickte Wände. Die Exodermis und

1—2 zum Teil zerstörte Rindenzellenreihen schließen an. Dann folgt die Endodermis mit zahlreichen tertiären Stützwänden, die sekundäre Rinde und der Holzteil (D = 0,17 mm).

Die Beiwurzel eines größeren Exemplars wird an der Basis (D = 1,74 mm) von der Endodermis abgeschlossen, welche stark verkorkt und außen kutinisiert ist, und deren Zellen neben zahlreichen radialen Längs- und Querwänden vereinzelt auch durch tangentiale Längswände geteilt werden. Sie umschließt den breiten sekundären Rinden- und Holzteil. In letzterem wechseln die Gefäße mit dünnwandigen Parenchymzellen ab; es ist hier, wie auch bei *Gentiana Clusii*, kein interxyläres Phloem ausgebildet.

Gentiana angustifolia Vill.

Aus dem Botanischen Garten der Universität Wien.

Die Wurzel hat an der Basis einen Durchmesser von 2,3 mm. Ihre äußerste Schicht, die Endodermis, ist stark verkorkt und durch zahlreiche Wände geteilt. Die verhältnismäßig breite sekundäre Rinde läßt eine lockere, unregelmäßige Außenrinde und eine radialkonzentrische Innenrinde mit etwas verdickten Parenchymzellen und eingestreuten kleinzelligen Siebgruppen erkennen. Wenige kambiale Zellreihen umgeben den Holzteil (D = 0,7 mm).

An Wurzeln von 0,8 mm Dicke zeigt die Rhizodermis schwach verdickte, farblose Außenwände, dafür sind die Außenwände der Exodermis stark verdickt; vereinzelte Kurzzellen ohne diese Wandverdickung treten auf dem Querschnitt deutlich hervor.

Gentiana verna L.

Gesammelt im August 1949 auf einer feuchten Wiese unterhalb der Ulmerhütte (2200 m).

Der „Frühlingsenzian" kommt verbreitet auf trockenen und feuchten, torfigen Wiesen, Weiden, Flachmooren, seltener auf Schutt und Fels vor. Er ist ausdauernd und lockerrasig.

Die zarten Beiwurzeln, die vom Stämmchen in die Erde gehen, stoßen schon in frühem Stadium die primäre Rinde ab. In einer geringen Entfernung von der Wurzelspitze ist bei einer Dicke von 0,28 mm die Endodermis die abschließende Zellschicht (Abb. 1). Sie besteht aus wenigen hohen Zellen mit 1—6 tertiären Stützwänden; selten findet man auch kleine ungeteilte Zellen vor. Der Perizykel und die primären Bastzellen haben kollenchymatisch verdickte Wände, dann folgen die lockeren, unverdickten Parenchymzellen des sekundären Bastes mit eingestreuten Siebgruppen. Der Holzteil (D = 0,06 mm) besteht fast ausschließlich aus Gefäßen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gentiana Bavarica L.

Das untersuchte Material stammt a) vom Rande eines Bachbettes unterhalb des Schindlergipfels, gesammelt im August 1949, b) vom Abfluß eines Schneefeldes unter der Hannoverhütte (2600 m) und c) vom Höhenweg zur Muntanitzhütte, gesammelt im Juli 1953.

Der „Bayrische Enzian" ist ziemlich verbreitet auf feuchten Matten, Weiden, berieseltem Feinschutt, an Bachrändern und quelligen Stellen der

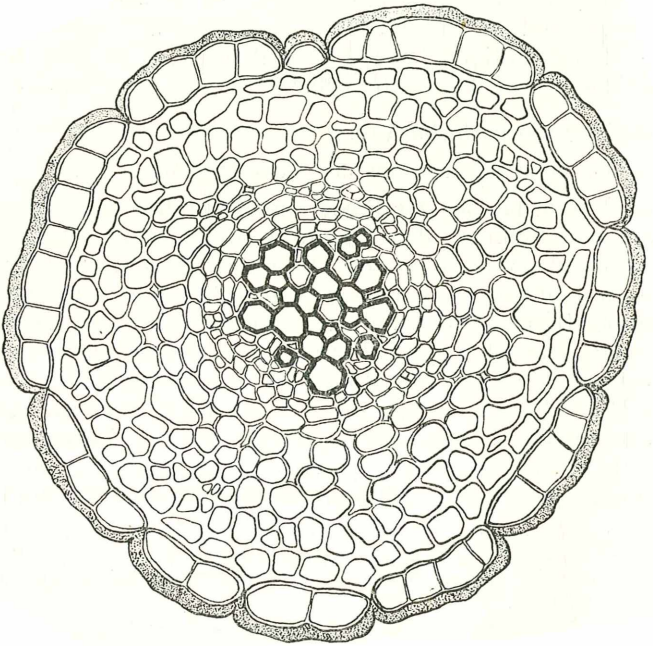

Abb. 1. *Gentiana verna.* Querschnitt durch eine Wurzel von 0,28 mm Dicke.

subalpinen, alpinen und nivalen Stufe der Alpen. Er ist ausdauernd und bildet kleine, überwinternde Rasen.

Der basal geschnittenen Pfahlwurzel aller Exemplare fehlt die primäre Rinde bis zur Endodermis; diese ist relativ schmal und besitzt zahlreiche tertiäre Stützwände. Die Zellen der sekundären Rinde sind in gewohnter Weise außen verdickt, nach innen zu werden sie unregelmäßig lockerer und ganz innen radialkonzentrisch angeordnet. Im Holzteil wechseln mit den Gefäßen dünnwandige Parenchymzellen ab. Erst bei einer Dicke von nur 0,3 mm findet man bei dieser Wurzel noch Reste der primären Rinde, doch ohne Rhizodermis.

Ein Vergleich der Wurzeln vom Standort a) und b) zeigte, daß bei gleicher Größe (D = 0,53 mm) die Pflanzen von a) die primäre Rinde zum Großteil erhalten hatten, während sie den Wurzeln von b) fehlte. Die Endodermis mit den zahlreichen tertiären Stützwänden, der Bau der sekundären Rinde und der Anteil des Holzkörpers im Zentralzylinder sind bei beiden gleich.

Gentiana brachyphylla Vill.

Gesammelt im Juli 1953 unterhalb der Fanotscharte.

Der „kurzblättrige Enzian" bewohnt Rasen, seltener Schutt und Alluvionen der alpinen und nivalen Stufe der Alpen. Er ist ausdauernd und rasenbildend.

Ein Exemplar mit besonders schön ausgebildeter, 48 cm langer Hauptwurzel hat an deren Basis eine Dicke von 2 mm. Die äußerste Zellschicht, die Endodermis, besteht aus flachen, tangential gestreckten Zellen mit zahlreichen tertiären Stützwänden. Die sekundäre Rinde umschließt den ziemlich mächtigen, kreisrunden Holzteil (D = 1 mm), welcher zwischen den Gefäßen zahlreiche Parenchymzellen, jedoch kein interxyläres Phloem enthält.

Nahe der Spitze hat diese Wurzel bei einem Durchmesser von 0,19 mm große Rhizodermiszellen mit gelbbraunen Außen- und Radialwänden, doch ohne auffallende Verdickung (3,3 μ); auch die Exodermiszellen sind kaum verdickt. Zwei Rindenzellreihen und die aus 10 unverdickten Zellen bestehende Endodermis umgeben den diarchen Zentralzylinder.

Gentiana nivalis L.

Gesammelt im Juli 1953 auf einer feuchten, steinigen Wiese am Weg von der Muntanitzhütte zum Spinnevitrol.

Der „Schnee-Enzian" ist verbreitet und ziemlich häufig auf Wiesen, Weiden, Alluvionen, Heiden, in lichten Wäldern, auf Flachmooren und Moospolstern der Alpen von 700 bis 3000 m. Er ist einjährig und hat eine zarte, spindelförmige Wurzel.

Die Hauptwurzel hat, an der Basis geschnitten, einen Durchmesser von 0,52 mm. Die Endodermiszellen sind dünnwandig, verkorkt und nicht sehr zahlreich mit Stützwänden versehen. Die sekundäre Rinde ist auffallend schmal und besteht nur aus wenigen unregelmäßigen Zellreihen, deren äußere kollenchymatische Verdickungen aufweisen. Nach innen zu liegen einige Siebgruppen und dünnwandige Parenchymzellen. Der Holzkörper mißt im Querschnitt 0,41 mm, sein sekundärer Zuwachs ist zur Gänze verholzt.

Gentiana tenella Rottb.

Gesammelt im August 1950 auf einer feuchten Schutthalde unter der Grauleitenspitze (2700 m) bei Mallnitz und im Juli 1953 am Höhenweg zur Muntanitzhütte.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der „zarte Enzian" ist ein seltener, leicht zu übersehender Bewohner kurzrasiger, hochalpiner Weiden und berasten Schuttes oder berieselten Sandes. Er ist einjährig mit zarter Wurzel.

Ein Querschnitt an der Basis der wenige Zentimeter langen Pfahlwurzel hat einen Durchmesser von 0,58 mm. Die abschließende Endodermis ist kaum verdickt und durch wenige radiale Stützwände geteilt. Die sekundäre Rinde ist sehr schmal, ihre äußersten 1—3 Reihen sind großlumig und stärker verdickt, die inneren Zellen des Bastteiles dagegen dünnwandig und mehr weniger zerdrückt (vgl. Abb. 2). Ein breiter sekundärer Holzring umschließt im Inneren die primären Gefäße und dünnwandigen Parenchymzellen.

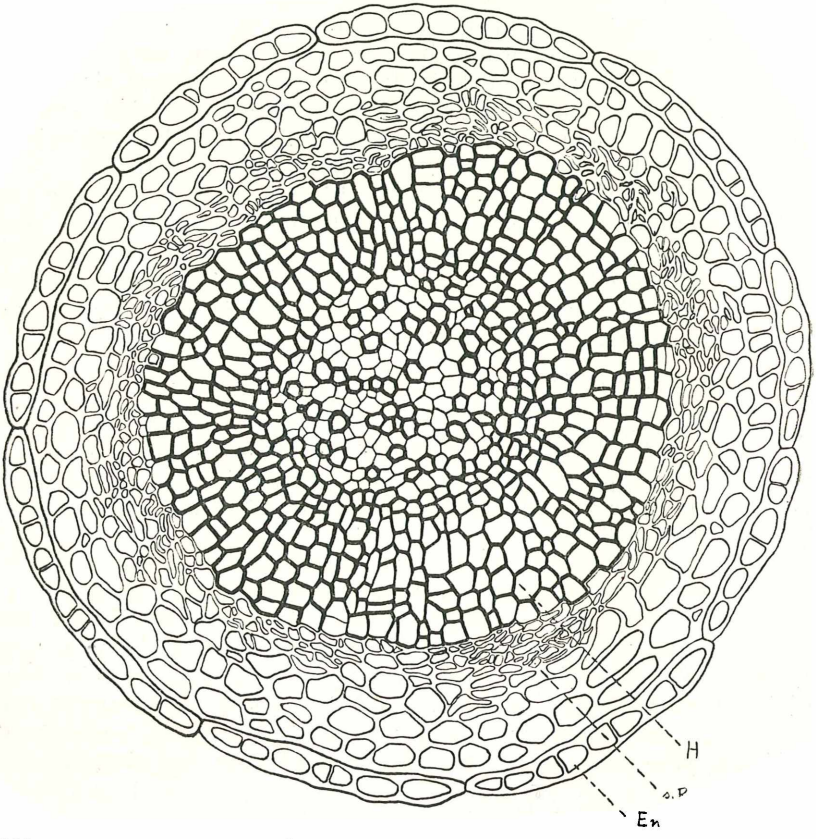

Abb. 2. *Gentiana nana.* Querschnitt durch die Basis der Hauptwurzel (D = 0,44 mm). H = Holzkörper, s. R. = sekundäre Rinde, En = Endodermis.

Der entsprechende basale Schnitt durch die 4 cm lange Hauptwurzel des Mallnitzer Exemplars (D = 0,4 mm) besitzt einen mächtigeren Holzring, der nur vereinzelte Parenchymzellen im Zentrum unverholzt läßt.

Nahe der Spitze (D = 0,16 mm) ist die primäre Rinde noch vorhanden; die Rhizodermiszellen haben aber nur schwach verdickte Außenwände (2,6 μ), eine kaum verdickte Exodermis, 1—2 großlumige Rindenparenchymreihen und eine Endodermis mit jeweils 1—3 Stützwänden. Im Zentralzylinder liegen die Gefäße in der Mitte, umgeben von wenigen Bast- und Parenchymzellen.

Gentiana nana Wulfen.

Gesammelt im Juli 1953 auf der Unteren Fruschnitzscharte.

Der „Zwerg-Enzian" wächst selten auf berastem, feuchtem Schutt, auf Moränen und in Moospolstern der Alpen von 2200 bis 2800 m. Er ist einjährig mit spindelförmiger Wurzel.

Die zarte, jedoch für die winzige Pflanze immer noch große Wurzel von 7 cm Länge, hat an der Basis eine Dicke von 0,44 mm. Abb. 2 zeigt diese Wurzel im Querschnitt. Die Endodermis setzt sich aus mäßig verdickten Zellen zusammen, die jedoch nur von einer dünnen Korklamelle umgeben sind; ihre Zellen haben bis zu 11 Stützwände. In Abb. 3, welche einen Flächenschnitt der

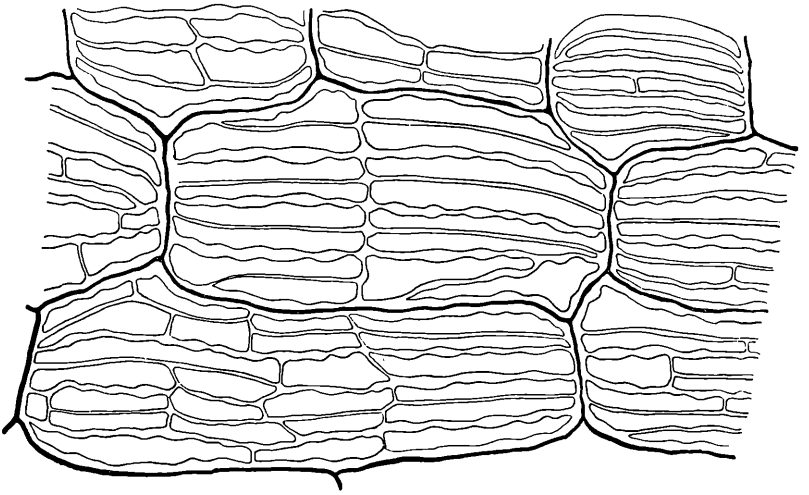

Abb. 3. *Gentiana nana.* Zellen der Endodermis, durch tertiäre Stützwände geteilt, an einem Flächenschnitt der Wurzel.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wurzel wiedergibt, sieht man stärker umrandet die ursprünglichen verkorkten Endodermiszellen, vielfach geteilt durch abwechselnd dünne und unregelmäßig dickere radiale Längswände. Die äußeren Zellreihen der sekundären Rinde sind verdickt und großlumig, die inneren dünnwandig und zerdrückt (Abb. 2). Daran schließt ein breiter Ring verholzter Zellen und im Zentrum einige Gefäße in Parenchymzellen eingebettet.

Gentiana campestris L.

Gesammelt im August 1948 auf einem Grashang unterhalb der Ulmerhütte.

Der „Feld-Enzian" wächst auf grasigen Hängen, Magermatten, lichten, dürftigen Waldlichtungen. Die Pflanze ist ein- oder zweijährig.

Die Hauptwurzel hat an der Basis eine Dicke von 1,44 mm. Den Großteil des Durchmessers nimmt der breite sekundäre Holzkörper (D = 1 mm) ein, der mit seinen radial angeordneten, verholzten Zellen ein kleines Mark umschließt. Die sekundäre Rinde besteht in ihrem inneren Teil aus interzellularenreichen Parenchymzellen und eingestreuten Siebgruppen, im äußeren Teil aus größeren, kollenchymatisch verdickten Zellen ohne Zwischenräume. Nach außen wird die Wurzel von einer Endodermis abgeschlossen, deren stark tangential gestreckte Zellen bis zu 24 Stützwände aufweisen; es ist dies die größte Zahl von Stützwänden, die ich beobachten konnte. Van Wisselingh (1926) gibt für *Gentiana lutea* 25 an.

In jüngerem Stadium (D = 0,7 mm) ist diese Wurzel, bei sonst gleichem Bau, noch von einer nahezu vollständigen primären Rinde umgeben. Der Holzkörper mißt 0,42 mm; er hat also im Vergleich zur Rinde viel stärker an Umfang zugenommen. Das wird auch durch Schumann (1891) bestätigt, der für *Gentiana Amarella* und *G. campestris* nachgewiesen hat, daß die Zunahme der Wurzeldicke neben dem Wachstum des Rindengewebes vorwiegend durch Vergrößerung des Holzzylinders verursacht wird.

Gentiana anisodonta Borb.

Das Material wurde auf einem Grashang des Höhenweges zur Muntanitzhütte im Juli 1953 gesammelt.

Der „Kelch-Enzian" wächst auf Wiesen, Matten, grasigen Hängen, zwischen Gebüsch und in Zwergstrauchheiden. Er ist zwei- selten einjährig.

Die 3 cm lange Hauptwurzel zeigt in ihrem Bau größte Übereinstimmung mit der Wurzel von *Gentiana campestris,* sowohl was den mächtigen kompakten Holzkörper als auch die sekundäre Rinde und die langen, zahlreich geteilten Endodermiszellen betrifft.

Gentiana Germanica Willd., subsp. *rhaetica* (Kern.) Br.-Bl.

Gesammelt auf einer Wiese unterhalb des Kaiser Tauernhauses im Juli 1953.

Der „Deutsche Enzian" kommt auf vielfach feuchten, sonnigen Matten, Rainen, ungedüngten Wiesen, Weiden und Flachmooren vor. Er ist zweijährig.

Die stark verholzte, sparrige Hauptwurzel hat an der Basis eine Dicke von 2,5 mm. In ihrem Bau entspricht auch sie weitgehend den beiden vorangegangenen Arten. Die Endodermis schließt mit schmalen, langgestreckten Zellen, welche durch zahlreiche (bis 24) radiale Längswände geteilt sind, die Wurzel nach außen ab. Nach innen zu liegen 2—4 leicht kollenchymatisch verdickte, lückenlose Zellreihen und weiter der lockere Innenteil der sekundären Rinde mit den Siebgruppen und zahlreichen kleinen Hohlräumen. Wenige kambiale Zellreihen und der Holzteil folgen, dessen sämtliche Zellen verholzt sind und im Zentrum die primären Gefäße und einige Markzellen einschließen.

Außer den besprochenen Vertretern der Gattung *Gentiana* konnte ich aus der Familie der Gentianaceen noch

Sweertia perennis L.

aus dem Alpengarten Belvedere zum Vergleich heranziehen.

Der „Moor-Tragant" ist eine Pflanze sumpfiger, mooriger Bergwiesen. Vom Rhizom gehen zahlreiche, meist dunkel gefärbte Beiwurzeln aus.

Eine solche Beiwurzel hat an der Basis einen Durchmesser von 2,32 mm; trotzdem ist die primäre Rinde vollständig erhalten. Die Rhizodermis hat größtenteils schwarzbraun imprägnierte Membranen, ihre Außenwände sind mäßig verdickt. Stärker verdickt sind die Zellen der Exodermis; sie sind verkorkt und mit 1—3 dünnen, radialen Längswänden versehen. Einige rundliche Rindenzellreihen folgen. Sie enthalten, wie die meisten übrigen Zellen der Wurzel — ausgenommen die Rhizodermis —, reichlich Stärke. Die Endodermiszellen sind an den Tangentialwänden verdickt und haben durchschnittlich 10 tertiäre Stützwände. Ohne Interzellularen folgen dann 1—2 kollenchymatisch verdickte Zellreihen. Der sekundäre Bastteil ist breit, die radiale Anordnung seiner Zellen tritt deutlich hervor, ebenso, vor allem im inneren Teil, einige Siebzellgruppen. Der Holzteil setzt sich nur aus wenigen Gefäßen zusammen, die Hauptmasse bilden unverholzte Parenchymzellen.

Eine junge Wurzel von 0,23 mm Dicke (Abb. 4) hat eine großzellige Rhizodermis mit dunkelbraunen Zellwänden; ihre Außenwand ist merklich dicker als die übrigen Wände. Stark verdickt sind die im Querschnitt fünfeckigen Zellen der Exodermis, da-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zwischen liegen vereinzelt dünnwandige Kurzzellen. Die Rinde besteht aus 2—3 Reihen unverdickter Zellen. Ebenso unverdickt sind noch die Zellen der Endodermis; sie haben auch keine Scheidewände. Das Gefäßbündel ist diarch, die drei Gefäße liegen in einer medianen Reihe.

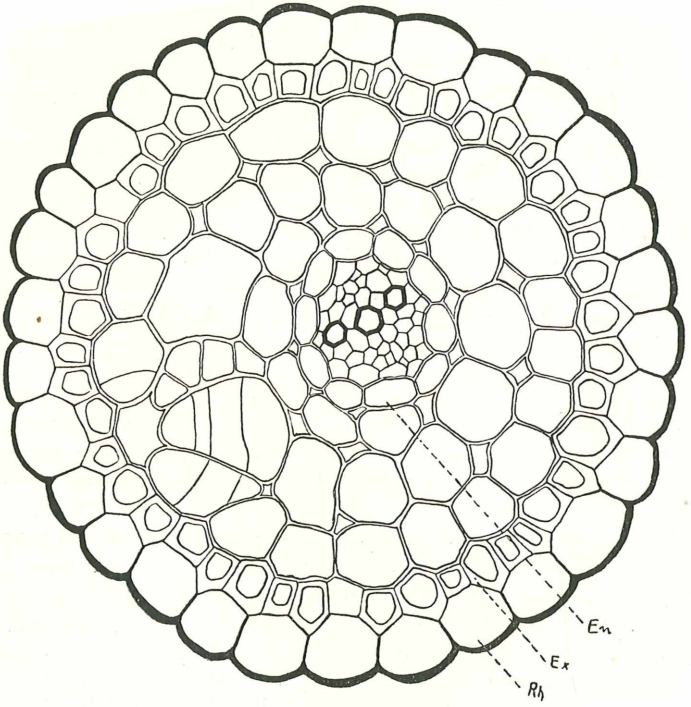

Abb. 4. *Sweertia perennis.* Querschnitt durch eine junge Wurzel von 0,23 mm Dicke. En = Endodermis, Ex = Exodermis, Rh = Rhizodermis.

Zusammenfassung.

Den alpinen Gentianaceen gehören sowohl Formen mit Wurzelstock und meist kräftigen Beiwurzeln an (die Arten der Sektionen Coelanthe und Thylacites) als auch solche mit einer kurzen, stark verholzten Hauptwurzel (*G. nivalis, G. nana, G. tenella, G. campestris, G. anisodonta* und *G. Germanica* subsp. *rhaetica*); zwischen beiden stehen noch die ausdauernden, rasenbildenden Formen der Sektion Cyclostigma (*G. verna, G. Bavarica* und *G. brachyphylla*) mit einer langen, mehr fleischigen Hauptwurzel und der Ausbil-

dung stammbürtiger Wurzeln an den niederliegenden Stämmchen. Diese Gruppierung ist nicht ohne Bedeutung für den anatomischen Bau.

Die Pflanzen mit Wurzelstock, also die homorrhizen Formen (Goebel 1933), zeigen nämlich im allgemeinen die Tendenz, den primären Bau und somit die primäre Rinde ihrer Wurzeln dauernd oder möglichst lange zu erhalten. Bei den homorrhizen Gentianaceen ist das jedoch nur bis zu einem gewissen Grade möglich, da der Zentralzylinder, besonders bei den Arten der Sektion Coelanthe, bald stark in die Dicke zu wachsen beginnt. Dort geht auch die primäre Rinde sehr früh zugrunde, und den Abschluß bildet zunächst die Endodermis, bis auch diese, nach Ausbildung einiger Korkreihen aus dem Perikambium, abgestoßen wird. Länger hält sich die primäre Rinde bei den homorrhizen Arten mit dünneren Wurzeln, bei *G. frigida, G. Clusii, G. Kochiana* und *G. angustifolia.* Doch auch hier ist an der Wurzelbasis meist nur mehr die Endodermis als abschließende Zellreihe erhalten; Kork wird nicht gebildet. An den fleischigen und verholzten Haupt- bzw. Pfahlwurzeln löst sich die primäre Rinde am frühesten bis zur Endodermis ab.

Für die junge, noch primäre Wurzel der untersuchten Arten läßt sich ein ziemlich einheitlicher Bau feststellen. Das zentrale Gefäßbündel ist diarch, der Perizykel einschichtig und dünnwandig, die Endodermis mit Casparyschen Streifen und wenig später schon mit einer Suberinlamelle ringsum versehen, die Rindenzellen sind dünnwandig und enthalten vielfach Pilzhyphen, und die Exodermis, als Kurzzellenexodermis (Kroemer 1903) ausgebildet, ist verkorkt und früh an den Außenwänden etwas verdickt. Besondere Erwähnungen verdienen die Verdickungen der rhizodermalen Außenwände, die sich bei anderen Pflanzen kaum in solcher Mächtigkeit vorfinden. Nach Kroemer (1903, S. 13) schwankt die Dicke gewöhnlicher Rhizodermiszellwände zwischen 0,27 und 4 μ. Ich konnte vor allem bei *G. punctata* und den Arten der Sektion Thylacites Zellwanddicken von durchschnittlich 10—13 μ messen. Die im Wiener Alpengarten Belvedere gezogene *G. pannonica* zeigte diese ungewöhnliche Verdickung nicht. Ferner hatten auch die allorrhizen *Gentiana*-Arten, also solche mit fleischiger oder verholzter Hauptwurzel, nur ganz schwach verdickte, die Gartenformen *G. Saponaria, G. dahurica, G. straminea* und *G. Fetisowi* nahezu unverdickte Rhizodermisaußenwände. Das stimmt damit überein, daß ja im allgemeinen die stärksten Verdickungen bei homorrhizen Pflanzen gefunden wurden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nach Eintritt des sekundären Dickenwachstums finden wir bei den untersuchten Formen drei verschiedene Endstadien der Wurzelentwicklung vor:

1. Bei *Gentiana punctata, G. purpurea, G. pannonica* und *G. lutea* ist der Holzkörper mächtig ausgebildet, doch besteht er hauptsächlich aus unverholzten Parenchymzellen; zwischen ihnen sind die wenigen Gefäße in radialen Strahlen angeordnet. Nur bei diesen Arten finden sich im Holzparenchym Gruppen von Siebröhren (interxyläres Phloem), auch sind nur hier abschließende Korkreihen ausgebildet.

2. Bei *Gentiana Saponaria, G. frigida, G. dahurica, G. straminea, G. Fetisowi, G. Clusii, G. Kochiana, G. angustifolia, G. verna, G. Bavarica* und *G. brachyphylla* sind im Holzteil die verholzten und unverholzten Elemente annähernd gleich stark entwickelt, die sekundäre Rinde ist mächtig, und die Wurzel wird in der Regel von der Endodermis abgeschlossen. Diese ist überall, wo sie in alten Wurzeln vorkommt, in einer für die Gentianaceen charakteristischen Weise ausgebildet; ihre Zellen sind stark in tangentialer Richtung gestreckt und durch radiale Längs- und Querwände, selten auch durch tangentiale Wände geteilt. Die Membranen sind verkorkt und häufig auch kutinisiert, das heißt, sie färbten sich mit Sudan III rot. (Näheres über die Chemie der Endodermiszellen bei Kroemer 1903.)

3. Bei *Gentiana nivalis, G. nana, G. tenella, G. campestris, G. anisodonta* und *G. germanica* subsp. *rhaetica* wird die Wurzel auch von einer gut ausgebildeten und durch zahlreiche tertiäre Stützwände geteilten Endodermis abgeschlossen. Bei *G. campestris* zählte ich mit 24 Wänden die größte Zahl der untersuchten Arten. Kennzeichnend für diese Gruppe ist aber die starke Verholzung ihrer Wurzeln durch die mächtige Ausbildung des geschlossenen sekundären Holzringes, der die primären Gefäße und an der Basis meist auch einige Markzellen umschließt.

Literaturverzeichnis.

Brack, A., 1933: I. Versuche zur Darstellung des Cyclobutadiens. II. Über das Enzianwurzelöl. Promotionsarbeit. Zürich.

Engler, A. und Prantl, K., 1897: Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV. Teil, Abt. 2.

Goebel, K., 1933: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 3. Teil. Jena.

Guttenberg, H. von, 1940: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Handb. d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 3. Teil, Bd. 8. Berlin.

— 1943: Die physiologischen Scheiden. Handb. d. Pflanzenanatomie, I. Abt., 2. Teil, Bd. 5. Berlin.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hegi, G., 1908—1931: Illustrierte Flora von Mitteleuropa V/3. München.
Jost, L., 1890: Die Zerklüftungen einiger Rhizome und Wurzeln. Botan. Zeitung **48**, 433 ff.
Kroemer, K., 1903: Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca Botanica, H. 59.
Luhan, M., 1951: Zur Wurzelanatomie unserer Alpenpflanzen. I. Primulaceae. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, **160**, 481.
— 1952: Zur Wurzelanatomie unserer Alpenpflanzen. II. Saxifragaceae und Rosaceae. Ebenda **161**, 199.
Mager, H., 1932: Beiträge zur Kenntnis der primären Wurzelrinde. Planta **16**, 666.
Metcalfe, C. R. and Chalk, L., 1950: Anatomy of Dicotyledons. Oxford.
Meyer, A., 1883: Beiträge zur Kenntnis pharmaceutisch wichtiger Gewächse. V. Über *Gentiana lutea* und ihre nächsten Verwandten. Arch. d. Pharmazie **21**, 488 u. 561.
Mylius, G., 1913: Das Polyderm. Eine vergl. Untersuchung über die physiologischen Scheiden Polyderm, Periderm und Endodermis. Bibliotheca Botanica **18**, H. 79.
Osterwalder, R., 1920: Beiträge zur Kenntnis pharmazeutisch wichtiger *Gentiana*-Wurzeln. Schweiz. Apoth. Ztg. **58**, 201.
Perrot, M. E., 1898: Anatomie comparée des Gentianacees. Ann. Sc. Nat., 8. sér., Botan., **7**.
Schroeter, C., 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich.
Schumann, P., 1891: Beiträge zur Kenntnis der Grenzen der Variation im anatomischen Bau derselben Pflanzenart. Botan. Centralbl. **45/46**, 357 ff.
Scott, D. H., and Brebner, G., 1891: On internal phloem in the root and stem of Dicotyledons. Ann. of Botany **5**.
Solereder, H., 1908: Ergänzungsband zu „Systematische Anatomie der Dikotyledonen". Stuttgart.
Stahl, E., 1900: Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 539.
Tschirch, A., 1917: Handbuch d. Pharmakognosie. II. Abt., S. 1589.
Tschirch, A. und Oesterle, O., 1900: Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig.
Weiss, J. E., 1880: Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. Flora **63** (N. R. 38), 8, 97 u. 113.
Wisselingh, C. van, 1926: Beitrag zur Kenntnis der inneren Endodermis. Planta **2**, 27.